



**HAL**  
open science

# ÉTUDE ULTRASTRUCTURALE DU SYSTÈME NERVEUX DE VELELLA VELELLA (CNIDAIRE CHONDROPHORIDE)

Danièle Carré

► **To cite this version:**

Danièle Carré. ÉTUDE ULTRASTRUCTURALE DU SYSTÈME NERVEUX DE VELELLA VELELLA (CNIDAIRE CHONDROPHORIDE). *Vie et Milieu*, 1978, pp.221 - 235. hal-02998619

**HAL Id: hal-02998619**

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02998619v1>

Submitted on 10 Nov 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

**ÉTUDE ULTRASTRUCTURALE  
DU SYSTÈME NERVEUX DE *VELELLA VELELLA*  
(CNIDAIRE CHONDROPHORIDE)**

par Danièle CARRÉ

*Station Zoologique, 06230 Villefranche-sur-Mer, France*

**ABSTRACT**

In *Verella vellella* (Cnidaria Chondrophora) we have confirmed, using electron microscope techniques, the existence of closed and open ectodermal nervous plexus.

The nerve fibers of the closed system, at least 2  $\mu$  in diameter, are interconnected so as to form a net at the base of the ectodermal layer. In contrast to what was thought previously (Mackie, 1960) the nerve fibers are not fused into a syncytium but communicate via gap junctions.

The nerve fibers of the open system (less than 1  $\mu$  in diameter) do not form a network. Its cells are often mechanoreceptors.

In addition, the relationships between nerve cells and the other cell types are described and discussed.

**INTRODUCTION**

La microscopie électronique a permis d'établir de façon claire que les Cnidaires possèdent, comme les Métazoaires plus évolués, un système nerveux synaptique. Toutefois, chez *Verella vellella* (Cnidaire Chondrophoride), l'existence d'un réseau nerveux particulier, de nature syncytiale, a été envisagée après une étude en

microscopie optique (MACKIE, 1960). Dans ce contexte, nous avons entrepris de prospecter le système nerveux des Véléelles en microscopie électronique.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les spécimens de *Veleva veleva* ont été récoltés à Villefranche-sur-Mer. Ils ont été fixés à la glutaraldéhyde et au tétroxyde d'osmium tamponnés, puis inclus suivant la méthode de Spurr. Les sections ultrafines, contrastées par l'acétate d'uranyle et le citrate de plomb, ont été observées sur un microscope électronique Hitachi HU 11C.

## RAPPEL DE L'ANATOMIE DES VÉLÉLLES

Les Véléelles et les Porpites, longtemps considérées comme des Siphonophores, forment maintenant un ordre séparé : les Chondrophorides. Une seule espèce de Véléelles a été retenue : *Veleva veleva* (TORTON, 1954) dont l'organisation est illustrée par la figure 1 A. On peut rappeler que ces animaux possèdent un squelette rigide (= flotteur) formé par des chambres concentriques remplies de gaz. On n'observe pas de glande sécrétrice de gaz à l'intérieur des cavités du flotteur, ce qui le différencie radicalement du pneumatophore des Siphonophores physonectes.

## DISTRIBUTION ET ORGANISATION DES ÉLÉMENTS NERVEUX

### 1. DISTRIBUTION.

Nous avons étudié le système nerveux dans les tissus de la carène et du plateau, structures caractéristiques des Chondrophorides.

La distribution des cellules nerveuses a été représentée sur la figure 1 B. Ce schéma montre que :

- des cellules nerveuses existent dans tous les feuilletts ectodermiques externe ou interne;

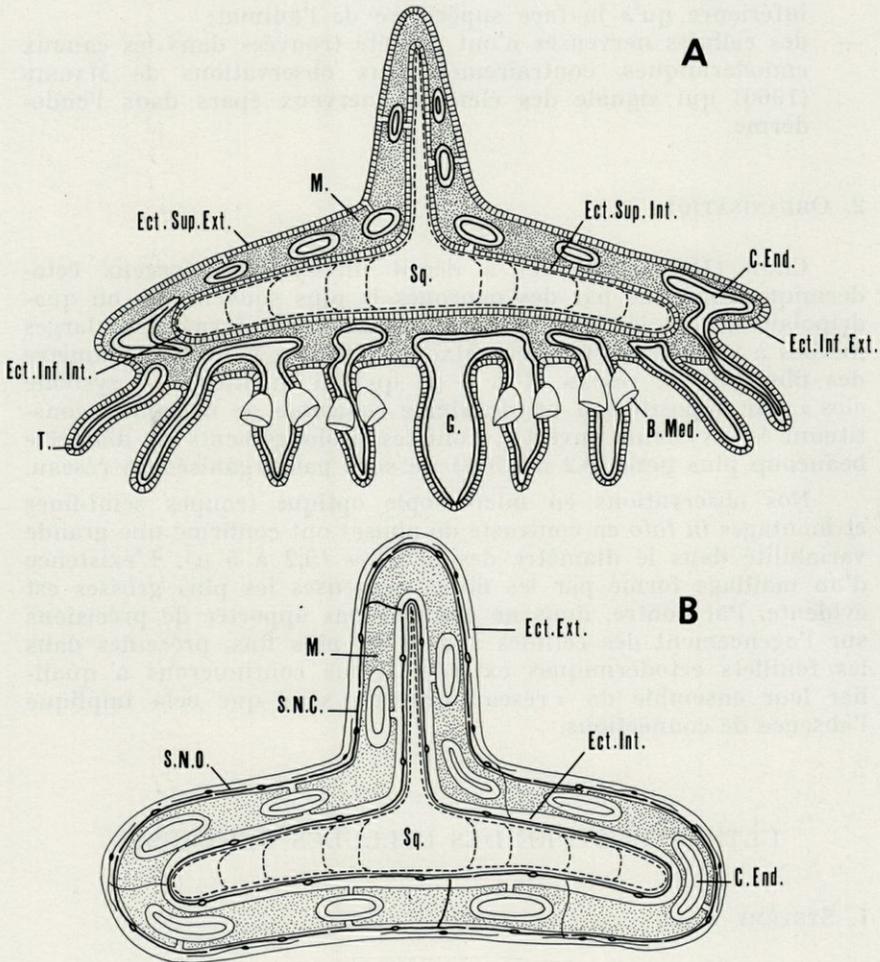


FIG. 1. — A : coupe schématique de *Verella velella* ; B : distribution des cellules nerveuses. M. : mésogée ; Ect. Sup. Ext. : ectoderme supérieur externe ; Ect. Sup. Int. : ectoderme supérieur interne ; C. End. : canal endodermique ; Sq. : squelette ; Ect. Inf. Ext. : ectoderme inférieur externe ; Ect. Inf. Int. : ectoderme inférieur interne ; G. : gastrozoïde ; B. Med. : bourgeon médusaire ; Ect. Ext. : ectoderme externe ; S.N.C. : système nerveux clos ; Ect. Int. : ectoderme interne ; S.N.O. : système nerveux ouvert ; T : tentacule.

- des connections nerveuses intramésogléales relient les feuillets ectodermiques externe et interne, plus nombreuses à la face inférieure qu'à la face supérieure de l'animal;
- des cellules nerveuses n'ont pas été trouvées dans les canaux endodermiques, contrairement aux observations de MACKIE (1960) qui signale des éléments nerveux épars dans l'endoderme.

## 2. ORGANISATION.

CHUN (1881-1882-1902) a décrit un système nerveux ectodermique constitué par des neurones le plus souvent tri- ou quadripolaires, dont les prolongements anastomosés forment de larges mailles à la base des feuillets. MACKIE (1960) a précisé le diamètre des fibres de ce réseau (1 à 5  $\mu$ ) qu'il a qualifié de « système clos » par opposition à un deuxième ensemble de neurones, constituant le « système ouvert », dont les prolongements de diamètre beaucoup plus petit (0,2 à 0,5  $\mu$ ) ne sont pas organisés en réseau.

Nos observations en microscopie optique (coupes semi-fines et montages *in toto* en contraste de phase) ont confirmé une grande variabilité dans le diamètre des neurites (0,2 à 5  $\mu$ ). L'existence d'un maillage formé par les fibres nerveuses les plus grosses est évidente. Par contre, nous ne pouvons pas apporter de précisions sur l'agencement des cellules à neurites plus fins, présentes dans les feuillets ectodermiques externes. Nous continuerons à qualifier leur ensemble de « réseau ouvert » sans que cela implique l'absence de connections.

## ULTRASTRUCTURE DES CELLULES NERVEUSES

### 1. SYSTÈME CLOS.

Nous avons trouvé un réseau de type clos dans l'ectoderme externe inférieur et supérieur, et dans l'ectoderme interne qui sécrète le flotteur. Ses cellules, tri- ou quadripolaires (Pl. I, 1), sont toujours situées près de la mésoglée. Les neurites ont généralement un diamètre de 2 à 3  $\mu$ , mais qui peut parfois dépasser 5  $\mu$ .

— *Corps cellulaire* (Pl. I, 2-3; Pl. II, 4). Le noyau est volumineux, allongé, de structure homogène. Dans le cytoplasme périmoléculaire, outre des mitochondries, quelques saccules ergasto-

plasmiques de type « rough » et des polysomes, on observe plusieurs appareils de Golgi, des inclusions, des microtubules, et de longs saccules lisses, plats et flexueux qui sont une des originalités des cellules nerveuses des Vélelles. Ces saccules se retrouvent également dans les neurites où nous les décrivons plus en détail.

— *Fibres nerveuses* (Pl. II, 5, 6, 7 et 8). Les neurites sont parcourus sur toute leur longueur par des microtubules et des saccules lisses étirés longitudinalement, dont les membranes presque jointives présentent parfois des figures proches des gap junctions (Pl. II, 8). Ces saccules, sont souvent prolongés par une chaîne de petites vésicules sphériques (Pl. II, 5, 6). Ils confèrent à la fibre du système clos un aspect cloisonné (Pl. II, 5, 6).

On pourrait envisager que chaque fibre résulte de l'accolement et de la fusion partielle de plusieurs fibrilles nerveuses élémentaires (SCHNEIDER, 1892, 1902). Mais l'examen précis des lamelles et le fait que l'on trouve des formations identiques disposées en écailles autour du noyau (Pl. II, 4), nous font écarter cette interprétation.

Nous ne pouvons pas donner d'informations sur le rôle éventuel de ces lamelles. Toutefois, chez *Polyorchis* (Cnidaire, anthoméduse), des formations comparables ont été observées et une fonction photoréceptrice proposée (MACKIE et SINGLA, communication personnelle).

— *Jonctions cellulaires*. Notre préoccupation essentielle était de rechercher si les cellules du système clos fusionnaient en un syncytium ou si, au contraire, leurs terminaisons s'articulaient par des jonctions neuro-neurales synaptiques (chimiques ou électriques).

Nous avons observé de multiples exemples de rencontre de deux ou trois neurites issus de neurones différents (Pl. III, 9, 10). Nous n'avons jamais noté, à leur niveau, de disparition, même locale, des membranes. Chaque neurone conserve son individualité morphologique, avec affrontement des membranes neurales respectives et différenciation, de place en place, de gap junctions. L'absence systématique de vésicules synaptiques doit être soulignée et, par conséquent, la transmission des influx entre les fibres du système clos paraît de nature électrique au travers de gap junctions. Il faut noter qu'un second type de carrefour nerveux, dépourvu de cloisonnement interne a été trouvé, qui pourrait être interprété comme la manifestation de la nature syncytiale du système clos (Pl. I, 1). Mais en fait, il s'agit de simples dichotomies des neurites, situées, le plus souvent, au voisinage des

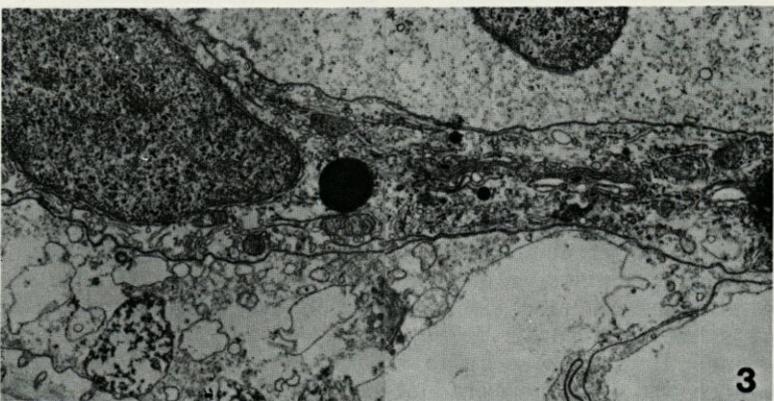
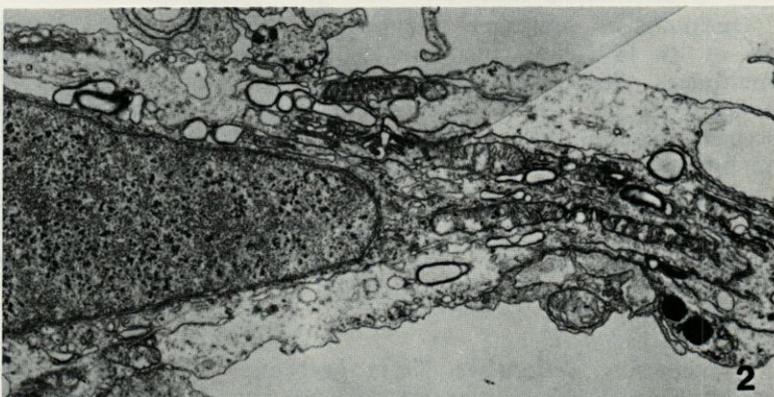


PLANCHE I. — Système nerveux clos.

1 : Cellule du système clos dans l'ectoderme externe supérieur (contraste interférentiel)  $\times 975$ ; 2 : Cellule du système clos dans l'ectoderme externe supérieur.  $\times 9\ 000$ ; 3 : Cellule du système clos dans l'ectoderme externe inférieur.  $\times 8\ 250$ .

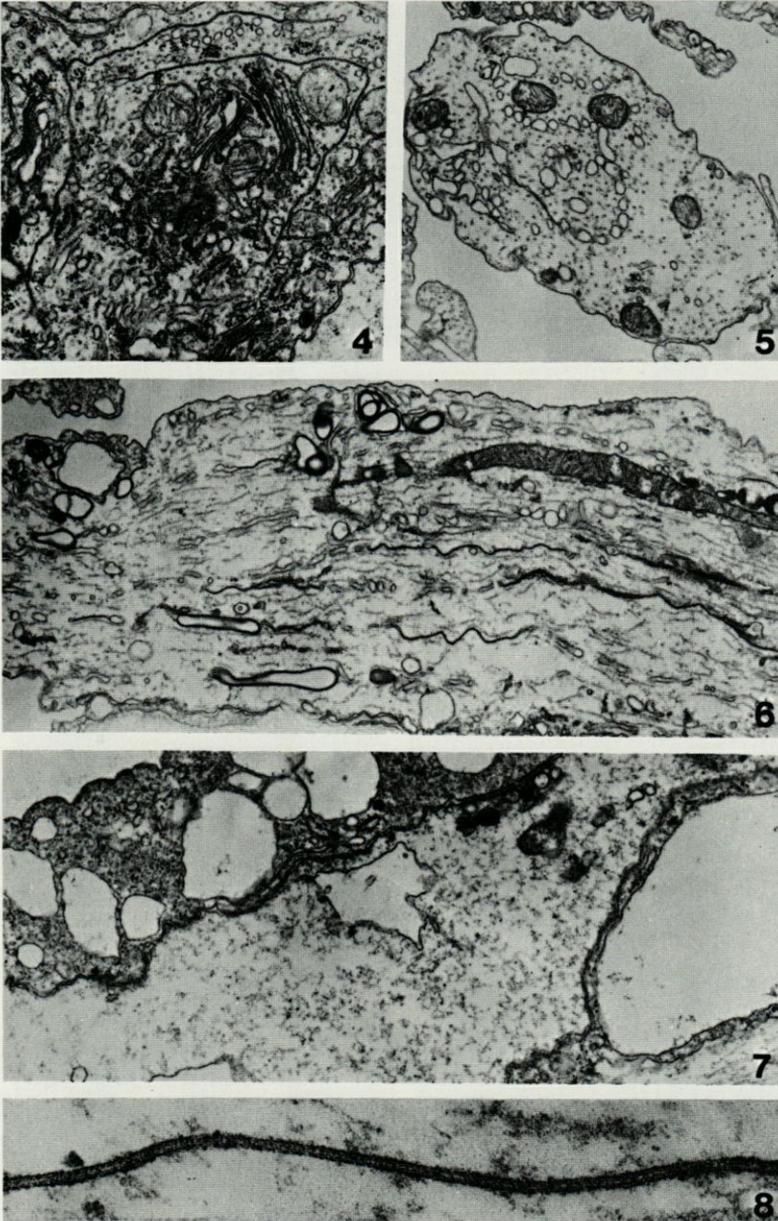


PLANCHE II. — Système nerveux clos.

4 : Coupe au niveau du péricaryon d'une cellule du système clos.  $\times 17\ 250$  ;  
 5 : Coupe transversale d'un neurite du système clos de l'ectoderme externe.  $\times 11\ 250$  ;  
 6 : Coupe longitudinale dans un neurite du système clos de l'ectoderme externe.  $\times 17\ 250$  ;  
 7 : Coupe longitudinale dans un neurite du système clos de l'ectoderme interne.  $\times 15\ 375$  ;  
 8 : Détail d'un saccule nerveux.  $\times 67\ 500$ .

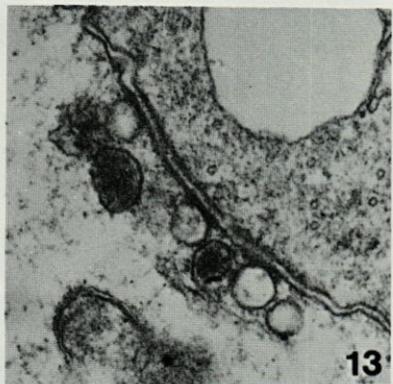
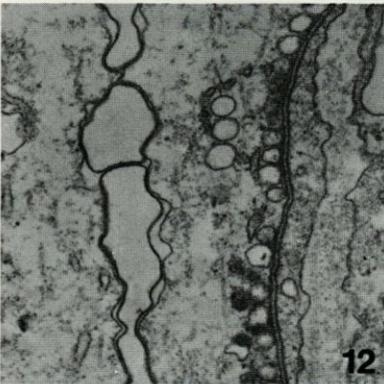
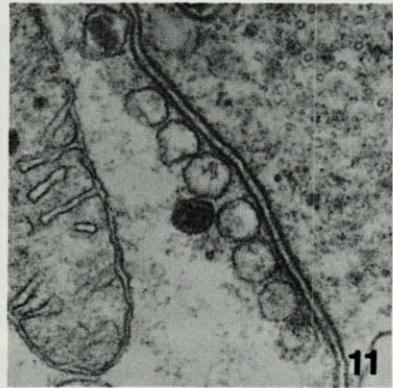
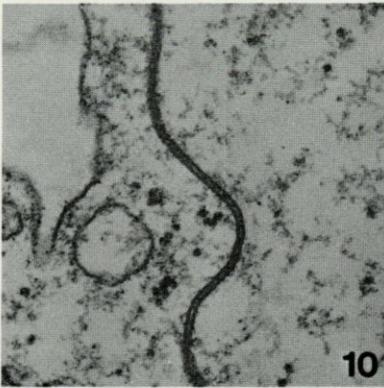
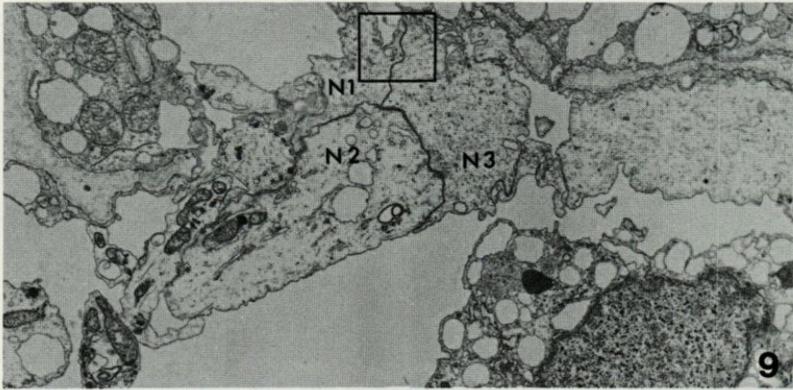


PLANCHE III. — Système nerveux clos.

9 : Jonction de 3 neurites du système clos issus de neurones différents.  $\times 5\ 250$ ;  
 10 : Détail d'une jonction neuro-neurale.  $\times 75\ 000$ ; 11 : Synapse neuro-effec-  
 tricte dans l'ectoderme externe.  $\times 45\ 000$ ; 12 : Synapse neuro-effectrice dans  
 l'ectoderme externe.  $\times 24\ 000$ ; 13 : Synapse neuro-effectrice dans l'ectoderme  
 interne.  $\times 47\ 250$ .

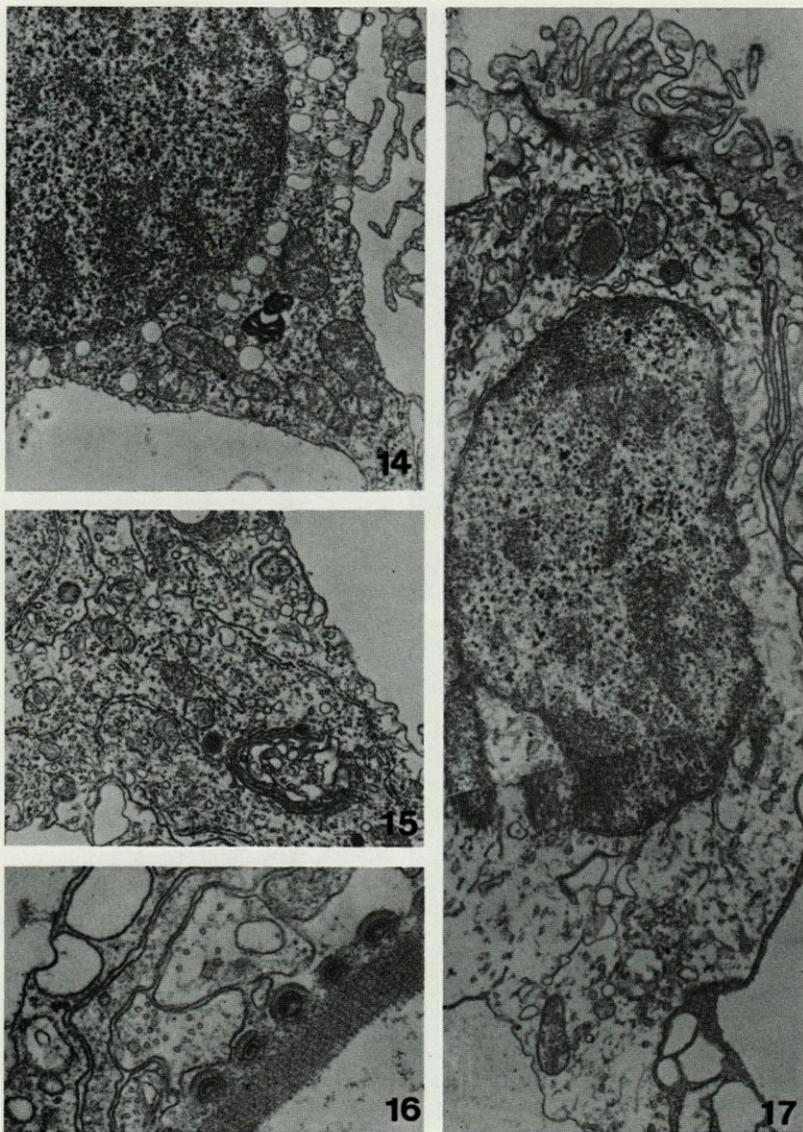
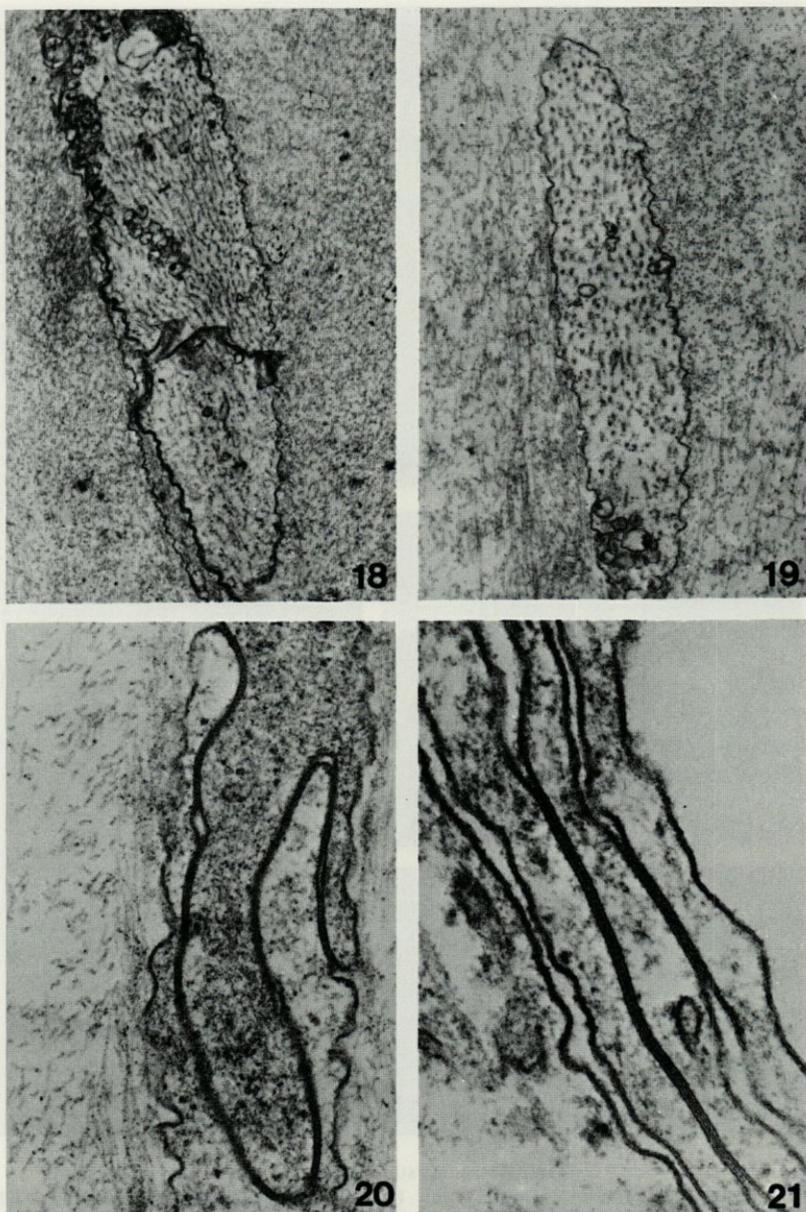


PLANCHE IV. — Système nerveux ouvert.

14 : Cellule du système ouvert dans l'ectoderme externe supérieur.  $\times 9\ 000$ ;  
 15 : Détail du départ d'un neurite.  $\times 12\ 750$ ; 16 : Neurites du système ouvert  
 contre un nématocyte, dans l'ectoderme inférieur externe.  $\times 33\ 750$ ; 17 : Cellule  
 sensorielle dans l'ectoderme externe inférieur.  $\times 12\ 000$ .



## PLANCHE V

18 : Neurite (système clos ?) dans la mésoglée de la carène.  $\times 9\ 000$ ;  
 19 : Neurite (système ouvert ?) dans la mésoglée — face inférieure de la  
 vélelle.  $\times 16\ 500$ ; 20 : Jonction ecto-endodermique.  $\times 52\ 500$ ; 21 : Gap junctions  
 entre les cellules de l'ectoderme supérieur.  $\times 75\ 000$ .

péricaryons, et accompagnées d'une diminution du diamètre des fibres.

Au niveau des jonctions neuro-effectrices, dans l'ectoderme externe comme dans l'ectoderme interne, les influx semblent transmis par l'intermédiaire d'un neuromédiateur (Pl. III, 11, 12, 13). Ces synapses chimiques sont surtout abondantes à la périphérie de l'ectoderme supérieur externe. Elles sont du type « en passant », avec des membranes pré- et postsynaptiques épaissies dont on distingue toujours nettement les doubles feuilletts constitutifs. L'intervalle synaptique est uniforme pour une même jonction et varie, suivant les exemples, de 130 à 190 Å. Il est, suivant les fixations, traversé par de fins filaments, ou bordé de petites pustules flanquant les membranes. L'élément présynaptique contient un nombre variable de vésicules le plus souvent agencées en une seule couche, contre la membrane. Leur diamètre est toujours voisin de 1 000 Å. Au niveau d'une même synapse, les vésicules peuvent paraître claires ou opaques aux électrons. Fréquemment, les vésicules claires jouxtent la membrane, tandis que celles à contenu opaque, moins nombreuses, sont légèrement en retrait (Pl. III, 11, 12, 13).

En conclusion, nous avons observé des synapses chimiques au niveau des jonctions neuro-effectrices et des gap jonctions au niveau des jonctions neuro-neurales. En contre-partie, nous n'avons jamais trouvé de synapses chimiques aux contacts neuro-neuronaux, ni de gap jonctions le long des contacts neuro-effecteurs.

## 2. SYSTÈME OUVERT.

Nous avons identifié avec certitude des cellules du système ouvert uniquement dans les feuilletts ectodermiques externes.

MACKIE considère que les neurites de ce système ont un diamètre variant entre 0,2 à 0,5  $\mu$ . Si on mesure sur des micrographies les diamètres de tous les neurites coupés transversalement, on constate l'existence de deux lots de fibres : les fibres dont le diamètre est compris entre 1,8 et 6  $\mu$  (avec un maximum de fréquence autour de 3,5  $\mu$ ), qui sont les plus nombreuses, et celles dont le diamètre est compris entre 0,2 et 1  $\mu$ . Pour cette raison, nous considérons que les fibres du système clos ont un diamètre supérieur à 1,8  $\mu$ , tandis que celles du système ouvert ont un diamètre inférieur à 1  $\mu$ . Notons que cette étude confirme, indirectement, l'existence de deux réseaux nerveux.

Au point de vue cytologique, les cellules du système ouvert présentent des saccules lisses dans leur région nucléaire tandis que leurs prolongements en sont dépourvus (Pl. IV, 15, 16, 17). Dans plusieurs cas, nous avons trouvé, chez ces cellules un rôle récepteur externe (kinocil entouré de stéréocils) (Pl. IV, 17). Le système ouvert est donc formé, au moins en partie par des cellules neurosensorielles de type mécanorécepteur. Nous ne pouvons pas préciser si ces cellules forment parfois, entre elles, des gap junctions. Par contre nous avons observé quelques exemples de synapses neuroeffectrices.

### 3. FIBRES NERVEUSES INTRAMÉSOGLEALES.

Des neurites relient, à travers la mésoglée, l'ectoderme externe et l'ectoderme interne. Ces liaisons sont très rares sur la face supérieure de l'animal (deux exemples observés), et beaucoup plus nombreuses entre les feuillets de la face inférieure.

Il s'agit de fibres nerveuses nues, parcourues par de nombreux microtubules (Pl. V, 18, 19). La simple observation de ces fibres ne permet pas de préciser où se trouve leur péricaryon et, par conséquent, leur origine. Leur diamètre, le plus souvent égal ou inférieur à  $1 \mu$ , nous incite à les associer, pour la plupart, au système ouvert et à situer, dans ce cas, leur origine dans l'ectoderme externe (Pl. V, 19). Toutefois, un exemple de fibre du système clos (diamètre voisin de  $2 \mu$ ) a été noté dans la mésoglée de la carène (Pl. V, 18).

## DISTRIBUTION DES GAP JONCTIONS DANS LES TISSUS NON NERVEUX

Toutes les cellules non nerveuses des Vélèles sont associées les unes aux autres par des gap junctions et cela sans aucune discontinuité (Pl. V, 20, 21; Fig. 2). En particulier, dans les ponts qui réunissent les canaux endodermiques inclus dans la mésoglée, aux feuillets ectodermiques, on trouve toujours des gap junctions entre les cellules ectodermiques et les cellules endodermiques, avec disparition de l'assise de mésoglée qui s'intercale habituellement entre ces deux catégories cellulaires (Pl. V, 20).

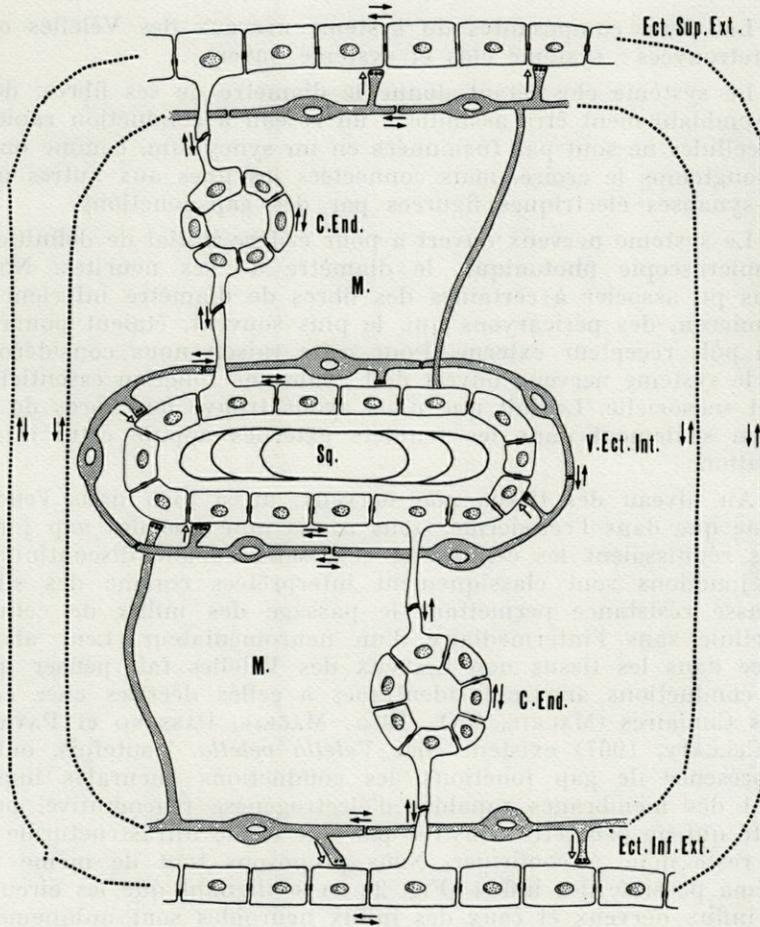


FIG. 2. — Schéma du système nerveux clos et des tissus non nerveux. Distribution des synapses et des gap junctions ; circuits possibles des influx nerveux et neuroïdes. Ect. Sup. Ext. : ectoderme supérieur externe ; C. end. : canal endodermique ; M. : mésoglée ; V. Ect. Int. : vésicule ectodermique interne ; Sq. : squelette ; C. End. : canal endodermique ; Ect. Inf. Ext. : ectoderme inférieur externe.

## DISCUSSION ET CONCLUSION

Les deux composantes du système nerveux des Vélelles ont été retrouvées : système clos et système ouvert.

Le système clos, étant donné le diamètre de ses fibres, doit vraisemblablement être assimilé à un réseau à conduction rapide. Ses cellules ne sont pas fusionnées en un syncytium, comme on a pu longtemps le croire, mais connectées les unes aux autres par des synapses électriques figurées par des gap junctions.

Le système nerveux ouvert a pour critère initial de définition, en microscopie photonique, le diamètre de ses neurites. Nous avons pu associer à certaines des fibres de diamètre inférieur à un micron, des péricaryons qui, le plus souvent, étaient pourvus d'un pôle récepteur externe. Pour cette raison nous considérons que le système nerveux ouvert doit avoir une fonction essentiellement sensorielle. Le fait que nous ayons trouvé des fibres de ce réseau seulement dans les feuillettes externes appuie cette interprétation.

Au niveau des tissus non nerveux, aussi bien dans l'ectoderme que dans l'ectoderme, nous avons noté que des gap junctions réunissaient les cellules et cela sans aucune discontinuité. Ces jonctions sont classiquement interprétées comme des sites à basse résistance permettant le passage des influx de cellule à cellule sans l'intermédiaire d'un neuromédiateur. Leur abondance dans les tissus non nerveux des Vélelles fait penser que des conceptions aneurales identiques à celles décrites chez certains Cnidaires (MACKIE, G.O., 1965; MACKIE, PASSANO et PAVANS DE CECCATY, 1967) existent chez *Veleva veleva*. Toutefois, outre la présence de gap junctions, les conceptions aneurales impliquent des membranes capables d'électrogenèse régénérative, propriété qui ne peut être illustrée par une étude ultrastructurale et qui reste donc à confirmer. Nous proposons tout de même un schéma possible des influx (Fig. 2) en soulignant que les circuits des influx nerveux et ceux des influx neuroïdes sont uniquement réunis, d'après nos observations, par des synapses chimiques (le système ouvert n'est pas pris en considération sur ce schéma).

## RÉSUMÉ

L'existence de deux plexus nerveux ectodermiques, qualifiés de systèmes « clos » et « ouvert », est confirmée en microscopie électronique.

Le système nerveux clos est formé par des neurones tri- ou quadripolaires dont les prolongements, de 2 à 5  $\mu$  de diamètre s'anastomosent pour former de larges mailles à la base des feuilletts ectodermiques. Dans ce réseau, les synapses semblent électriques au niveau des contacts neuro-neuronaux (gap junctions), chimiques au niveau des contacts neuro-effecteurs.

Le système nerveux ouvert est assimilé à un ensemble sensoriel. Certains de ses neurones sont de type mécanorécepteur. Les neurites de ce système, de diamètre toujours inférieur à 1  $\mu$ , ne sont pas connectés en réseau.

#### REMERCIEMENTS.

Nous remercions vivement le Professeur G.O. MACKIE pour ses encouragements à entreprendre ce travail et ses critiques constructives.

#### BIBLIOGRAPHIE

- CHUN, C., 1881. Das Nervensystem der Siphonophoren. *Zool. Anz.*, 4 : 107-111.
- CHUN, C., 1882. Die Gewebe der Siphonophoren. II. *Zool. Anz.*, 5 : 400-406.
- CHUN, C., 1902. Coelenterata In : BRONN, H.G. Ed. — Klassen und Ordnungen des Thierreichs, Leipzig, Winter' sche Verlagshandlung, 1889-1892. 2 (2) pp. 332.
- MACKIE, G.O., 1960. The structure of the nervous system in *Veleva*. *Quart. J. microsc. Sci.*, 101 : 119-131.
- MACKIE, G.O., 1965. Conduction in the nerve-free epithelia of Siphonophores. *Am. Zool.*, 5 (3) : 465-481.
- MACKIE, G.O., PASSANO, L. & PAVANS DE CECCATTY, M., 1967. Physiologie du comportement de l'Hydroméduse *Sarsia tubulosa* Sars. Les systèmes à conduction aneurale. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, 264 : 466-469.
- SCHNEIDER, K.C., 1892. Einige histologische Befunde an Coelenteraten. *Jena. Z. Naturw.*, 27 : 379.
- SCHNEIDER, K.C., 1902. Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Iena, G. Fischer : 1-988.
- TOTTON, A.K., 1954. Siphonophora of the Indian ocean together with systematic and biological notes on related species from other oceans. " *Discovery* " *Rep.*, 27 : 1-161.

Reçu le 21 octobre 1977